云 南 植 物 研 究 2003，25（4）：415～427
Acta Botanica Yunnanica

柽柳科柽柳属的植物地理研究*

张道远，潘伯荣，尹林克
（中国科学院新疆生态与地理研究所吐鲁番沙漠植物园，新疆 乌鲁木齐 830011）

摘要：柽柳属是典型的旧世界温带分布属。对柽柳属 3 组 68 种的分布进行了分析，发现本属 3 个频度分布中心依次为伊朗－吐兰区的西亚亚区（30 种/3 组，其中特有种 13 种），中亚亚区（20 种/2 组，其中特有种 6 种）和地中海区（12 种/3 组，其中特有种 6 种）。由于伊朗－吐兰地区的西亚亚区存在本属最多的组与种、特有种多且可以见到柽柳属系统发育系列，因而认为该亚区是现存本属植物的现代分布中心和分化中心。地中海地区包含的组、种数仅次于伊朗－吐兰区，并且特有种为 6 种，带有新特有种的性质，全是系统发育上相对年轻、进步的类型，被认为是本属的一个次级分布中心，另一个次级分布中心在中亚亚区，尤其是中国西北干旱地区。根据柽柳属植物的现代地理分布、化石资料及地质历史资料，推测柽柳属起源于古地中海热带成分盛行的早第三纪始新世，具有起源古老的性质，并且随着晚第三纪古地中海的退缩、气候逐渐干旱而得到进一步发展，产生许多新的以温带成分为主适应旱生环境的现代柽柳属种类。柽柳属起源之后，首先繁衍、散布到以伊朗为中心的现代分布中心，其后以伊朗为廊道向西、向东扩散，在地中海沿岸、东非、阿拉伯半岛、非洲西南部及亚洲中部的荒漠地区得到发展。

关键词：柽柳属；起源；演化；地理分布
中图分类号：Q 948　**文献标识码：**A　**文章编号：**0253－2700(2003)04－0415－13

The Photogeographical Studies of *Tamarix*（Tamaricaceae）

ZHANG Dao-Yuan，PAN Bo-Rong，YIN Lin-Ke
（*Turpan Eremophytes Botanical Garden*，*Xinjiang Institute of Ecology and Geography*，
Chinese Academy of Sciences，Urumqi 830011，China）

Abstract： *Tamarix* L. is a genus with the distribution pattern of Old World Temperate. The distribution patterns of 3 recognized sections covering 68 species in *Tamarix* are analyzed，and the result showet that the three centers of frequency distribution possessed with diffesent quantities of species：the W. Asia subregion of Irano-Turanian Region (30spp. /3sects.，including 13 endemic species)，the C. Asia subregion of Irano-Turanian Region (20spp. /2sects.，including 6 endemic species)，the Mediterranea Region (12spp. /3sects.，including 6 endemic species). In the light of the fact that most taxa including the primitive and advanced ones，and the most taxa including the primitive and advanced ones in *Tamarix* occur in the W. Asia. The W. Asia subregion of might be the center of diversity and distribution of the ge-

---

* **基金项目：**中国科学院生物分类区系特别支持费项目及中科院“西部之光”项目
收稿日期：2002－11－25，2003－02－19 **接受发表**
作者简介：张道远（1973－）女，在读博士研究生，主要从事柽柳科系统学研究及干旱区植物资源保护。

nus. As the Mediterranea Region and C. Asia Subregion of were just second to that of W. Asia subregion in number of sections and species, and many endemic species also appeared in these regions, they were considered as the secondary centers of distribution and speciation of the genus. Based on available fossil record of the genus and the historical data of geology, we speculate that *Tamarix* had already existed during Eocene when the land masses on the both sides of the ancient Mediterranean Sea (the Tethys) were populated by the xerothermic floral elements, by the sea retreat and climates turn dry afterwards, the species, dominated by temperate zone flora and adaptive to arid environment, developed greatly. When the genus was generated, they invaded to Iran plateau and migrated to the east and west just take Iran as a corridor, and took a further development in the arid zone of W. Africa, S. W. Africa, Arabian peninsula and C. Asia. In a word, the retreat of the Tethys, uplift of Himalayan Mts. and alteration of glacier has play an important role in the formation of modern distribution pattern of the genus *Tamarix* L.

Key words: *Tamarix* L.; Origin; Evolution; Geographical distribution

柽柳属 *Tamarix* L. **隶属于柽柳科，是林奈于**1753**年建立的。柽柳属是柽柳科中分布最广，种类最多的属，具有雄蕊多数为**5**数，花丝分离，花药外向，花柱明显，常具花盘，种子芒柱从基部起被毛等共同特征，是一个自然类群。但本属植物由于变异幅度大，且种间极易发生杂交，致使本属成为有花植物中分类最为混乱的属之一，曾出现**200**余个种名（**Baum，1978**）。正如**Boisser（1867）**所说的“柽柳属的分类是一个棘手的问题，因为缺少清楚而明显的形态学性状”。分类学名称的混乱对本属地理区系分析增加了困难，又由于缺乏可靠的化石记录资料，对该属的起源、散布、地理分布都还无全面、系统的文章，仅在**Baum**的专著中简单涉及柽柳的起源及散布。本文只是针对这些问题进行初步探讨。**

Bunge（1852）**首次发表了世界柽柳属的分类学专著，将种确定为**51**种，其中**21**种为首次记录。**Niedenzu**主编的《柽柳属的分类检索表》于**1895**年出版，书中记载了**67**种柽柳，该卷再版时，作者将柽柳属增加到**78**种。随后的近百余年中，柽柳属不断产生新种。**1978**年，**Baum**通过或订为异名，或降为变种，或为误定的处理，将**200**余种柽柳定为**54**种，并分为**3**组**9**系，在很大程度上澄清了柽柳属分类混乱、种数不清的现状。然而，**Baum**的工作是建立在大量查阅腊叶标本的基础上，对缺乏资料的地区，如中国、蒙古、巴基斯坦，研究较少。随着**Qaiser（1981）**对巴基斯坦柽柳属的研究及中国、蒙古等地区植物志的面世，目前本属的分类群为**9**系，**68**种，**7**变种。**

1 属的分布

柽柳属间断分布于欧、亚、非三洲，属于旧世界温带分布类型（图1**）。绝大多数种类分布在亚洲（西亚和中亚），有些种分布在现代地中海沿岸的欧洲及东北非，仅少数种分布在西南非洲。欧洲分布主要集中在地中海北岸的三个半岛，其北界在约北纬**50°**的法国北部；亚洲分布区多集中在伊朗－吐兰区的西亚及中亚亚区，其北缘可达北纬**60°**，南缘可达北纬**12°**左右，如** *T. ericoides* Rottl **可分布到印度的焦坦尔，东部可达日本及朝鲜；非洲分布区仅在北非、东非及非洲西南的部分地区，最南端可达南纬约**32°**的南非。大西洋群岛如亚速尔、马德拉、加纳利及佛得角也有柽柳的分布。但澳洲、大洋洲和美洲未见到柽柳分布的记载。**

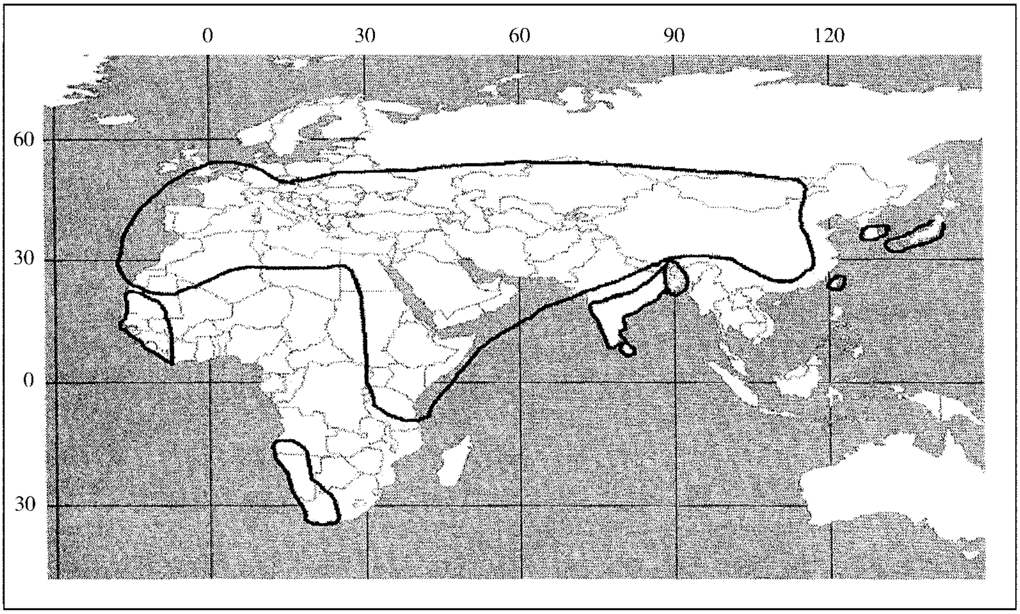

图 1　柽柳属的分布区

Fig. 1　Geographic distribution of *Tamarix* L.

2　柽柳属的分类系统及分布式样

为探讨本属的起源、演化及区系地理，有必要首先探讨一下本属的形态性状演化趋势及分类系统。本文采纳 Baum（1978）**的系统，又增加了巴基斯坦、伊朗、前苏联、中国及蒙古的类群共** 14 **种，至此，本属共** 3 **组** 9 **系** 68 **种** 7 **变种（表** 1**）。**

表 1　柽柳属在世界各区的分布*

Table 1　Floristic areas of *Tamarix* L.*

<table>
<tr><th rowspan="3">亚区/地区</th><th rowspan="3">系/组</th><th>北方植物亚区</th><th colspan="5">特地斯植物亚区</th><th colspan="2">非洲植物亚区</th><th colspan="2">印度-马来西亚植物亚区</th></tr>
<tr><th rowspan="2">东亚植物地区</th><th rowspan="2">幸运岛植物地区</th><th rowspan="2">地中海植物地区</th><th rowspan="2">撒哈拉-阿拉伯植物地区</th><th colspan="2">伊郎-吐兰植物地区</th><th rowspan="2">苏丹-赞比亚植物地区</th><th rowspan="2">卡鲁-纳米布植物地区</th><th rowspan="2">印度植物地区</th><th rowspan="2">印度支那植物地区</th></tr>
<tr><th>西亚亚区</th><th>中亚亚区</th></tr>
<tr><td><i>T. arceuthoides</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. gallica</i></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. korolkowii</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. mascatensis</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. palaestina</i></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. ramosissima</i></td><td>1/1</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. hohenackeri</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. smyrnensis</i></td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td></td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. albiflonum</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. jintaensis</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. tarenensis</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. baluchistanica</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. aralensis</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. arborea</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>⊕</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. canariensis</i></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td><i>T. hispida</i></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>+</td><td>+</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
</table>

续表 1

	亚区/地区	系/组	北方植物亚区	特地斯植物亚区					非洲植物亚区		印度-马来西亚亚植物亚区	
			东亚植物地区	幸运岛植物地区	地中海植物地区	撒哈拉-阿拉伯植物地区	伊郎-吐兰植物地区		苏丹-赞比亚植物地区	卡鲁-纳米布植物地区	印度植物地区	印度支那植物地区
							西亚亚区	中亚亚区				
组Ⅰ柽柳组	*T. indica*	2/1					+				+	
	T. karakalensis						⊕					
	T. leptostachys						+	+				
	T. mannifera					⊕						
	T. nilotica					⊕						
	T. arabica								⊕			
	T. senegalensis			+					+			
	T. karelinii						+	+				
	T. angolensis	3/1							⊕			
	T. aphylla				+	+	+		+			
	T. bengalensis											⊕
	T. dioica						+				+	
	T. usneoides									⊕		
	T. sachuensis							⊕				
	T. takalamkensis							⊕				
	T. pakistanica								⊕			
	T. kermanensis								⊕			
	T. alii								⊕			
	T. sultanica								⊕			
组Ⅱ寡雄蕊组	*T. chinensis*	4/2	+					+				
	T. austromogolica		⊕									
	T. gracilis						+	+				
	T. laxa						+	+				
	T. szowitsiana						⊕					
	T. africana	5/2		+	+							
	T. boveana				⊕							
	T. brachystachys						⊕					
	T. dalmatica				⊕							
	T. elongata						+	+				
	T. hampeana				⊕							
	T. meyeri						⊕					
	T. octandra						⊕					
	T. rosea						⊕					
	T. tetragyna					⊕						
	T. tetrandra				+			+				
	T. androsowii	6/2					+	+				
	T. kotschyi						⊕					
	T. parviflora				⊕							
	T. gansuensis							⊕				
	T. litiwinowii	7/2					⊕					
	T. polystachys						+	+				
组Ⅲ多雄蕊组	*T. aucheriana*	8/3					+					
	T. pycnocarpa						⊕					
	T. amplexicaulis	9/3			+	+						
	T. dubia						⊕					
	T. ericoides										+	+
	T. komarovii						⊕					
	T. macrocarpa					⊕						
	T. passerinoides					⊕						
	T. salina								⊕			
	T. stricta								⊕			
	T. sarenensis								⊕			
	总种数		3	3	12	8	30	20	12	1	3	2
	特有种		1	0	6	6	13	6	10	1	0	1
	特有种/总种数（%）		1.5	0.0	8.8	8.8	19.1	8.8	14.7	1.5	0.0	1.5

* +表示有；⊕表示特有.

柽柳属一些性状的演化趋势：

Baum（1978）认为柽柳属植物的雄蕊含有丰富的分类学信息，并画出了演化关系图（图2）。

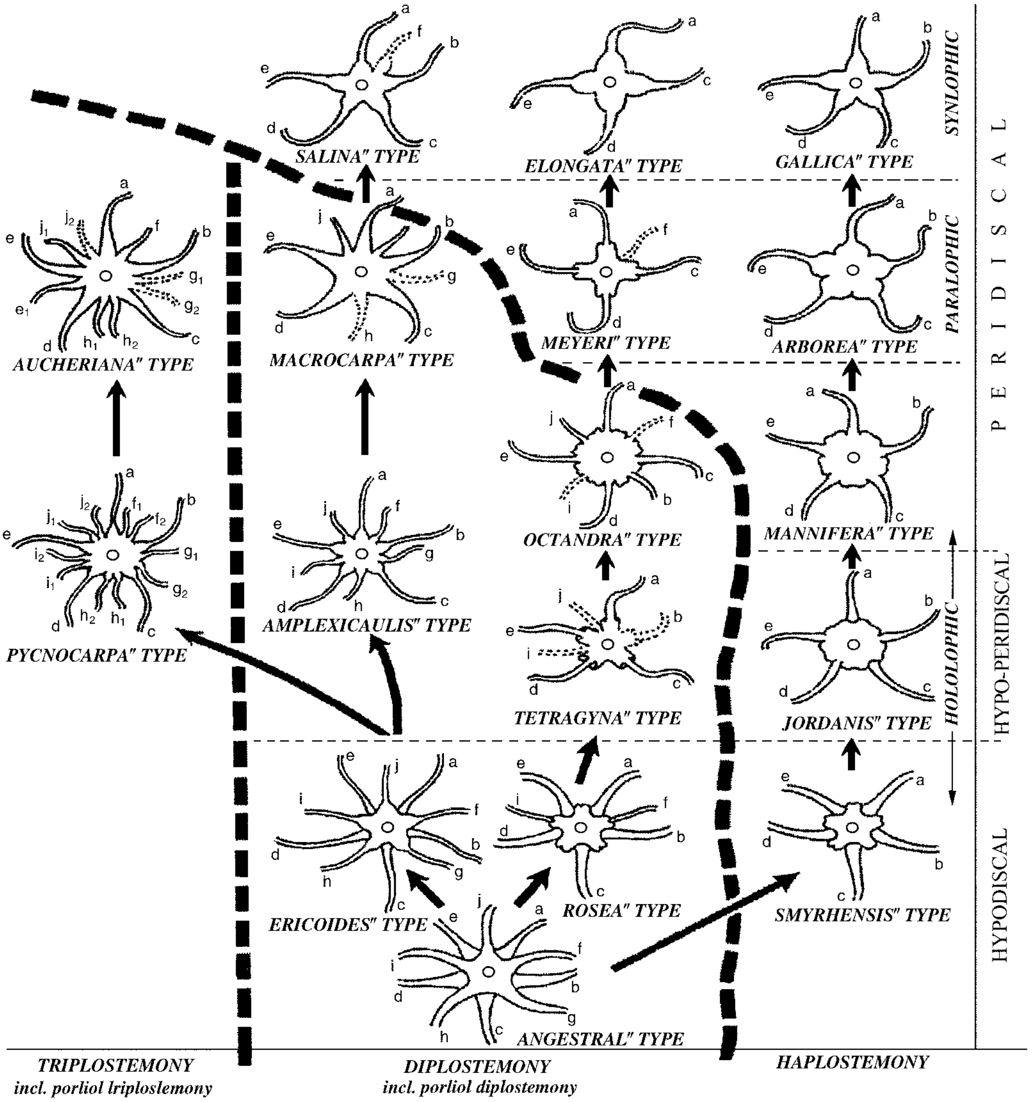

图2　柽柳属植物雄蕊进化趋势。字母a－e表示对萼雄蕊及其退化过程（Baum，1978）

Fig. 2　Evolutionary trends in the androecium of *Tamarix* L. The letter *a* to *e* denote the antesepalous stamens and their split-offs（Baum，1978）

由图2可知，柽柳属具有如下的演化趋势：

雄蕊10数（稀11~15数）→雄蕊4，5数；

雄蕊三轮（triplostemony）、部分三轮→两轮（diplostemony）、部分两轮→单轮（hap-

lostemony）；

对瓣雄蕊（antepetalous stamens）存在→丢失或退化为花盘的一部分；

间生花盘（hololophic）→假顶生花盘（paralophic）→融生花盘（synlophic）；

雄蕊下位着生（hypodiscal）→下位、周位着生（hypo－peridiscal）→周位着生（peridiscal）；

总体来说，原始的柽柳种类是雄蕊多数、两轮，内轮对瓣，外轮对萼。通过花丝的丢失、退化或融合，发展为进化的仅有对萼雄蕊的单轮雄蕊。

其他一些演化趋势：雌雄异株→雌雄同株；花5数→花4，5数混生→花4数；花瓣大→花瓣小；宽花序→窄花序；果后花瓣宿存→脱落；叶基抱茎，具鞘或呈鞘状→叶基狭；种子大→种子小；淡生种类→盐生种类。

世界柽柳属分类系统：

2.1 柽柳组（Sect. *Tamarix*）

本组植物花5数，偶见4数，混生，花小，花瓣1～2.25 mm长，花序窄，3～5 mm，对萼雄蕊5数，单轮，无两轮或三轮的情况出现。包含3系，其中系3的植物叶抱茎呈鞘状，是本组中最为原始的种类，且 *T. dioica* 和 *T. usneoides* 是柽柳属中唯一的雌雄同株的植物，显示出了原始的特性。本组分布范围广，从大西洋群岛到亚洲中心的塔里木盆地，从印度到伊朗经阿拉伯半岛到北部非洲，间断分布于东非、中非及西南非洲，基本上与柽柳属植物的分布区相吻合，只是没有东亚分布的种类（图3）。共3系35种，其中地中海区3系5种2特有种；撒哈拉－阿拉伯区1系4种3特有种；西亚3系14种3特有种；中亚3系12种5特有种；苏丹－赞比亚区3系9种7特有种；卡鲁－纳米布区1系1特有种；印度区2系2种；东亚区1系1种；印度支那区1特有种（表1）。从上述资料统计看，伊朗－吐兰区包括3系19种，占本组总种数的54.3%，特有种数8种，占11.8%，从伊朗吐兰区向四周分布的总数逐渐减少。因此，伊朗－吐兰区既是本组的多样化中心，也是分布中心。此外，属于系3的植物多分布于伊朗热带荒漠及巴基斯坦和印度西北，间断分布于非洲的安卡拉及南部非洲，以古热带区系的苏丹－赞比亚区系成分为主。

2.2 寡雄蕊组（Sect. *Oligadenia*）

本组植物花序较宽，为5～12 mm，或花序窄（具四数花的种类），仅为3～5 mm；花瓣长度不一。花4数，4、5数或5数，雄蕊4～5数，单轮，部分双轮，其中4～5对萼雄蕊稍长，0～4对瓣雄蕊稍短，花盘具蜜腺状裂片。本组植物具有从花瓣5数→花瓣4数的进化趋势，其中 *T. gracilis* 和 *T. gansuensis* 具有花4、5数混生的情况，可能是进化上的一个过渡阶段。此外，系6植物具有花小、花序窄的特征，是由花大、花序宽的系5植物进化而来（Baum，1978）。分布于现代地中海沿岸及中亚地区，东亚也有个别种的分布，但中非及西南非洲未见分布（图3）。共4系22种5变种。西亚区4系12种7特有种；中亚区3系8种1特有种；地中海区2系6种4特有种；东亚区2种1特有种；幸运岛区1种；撒哈拉－阿拉伯区1特有种（表1）。西亚亚区是该组中种类及特有种类分布最多的地区。

2.3 多雄蕊组（Sect. *Polyadenia*）

本组是柽柳属中分化最早，最原始的组，具有一系列的近祖性状，如总状花序宽6～10 mm，花大，花瓣长2.5～7 mm，雄蕊6～15（多数10），为两轮（*T. ericoides*，*T. ampl-*

exicaulis，*T*. *dubia*，*T*. *komarovii*，*T*. *stricta*），部分两轮（*T*. *macrocarpa*，*T*. *salina*，*T*. *sarenensis*）及部分三轮（*T*. *aucheriana*，*T*. *pycnocarpa*）。其中，系 9 植物种间进化关系很难确定（Baum，1978），且均分布于特定的区域，表现出了一定的残遗种特点。而 *T*. *ericoides* 具有清楚的两轮雄蕊，其中对萼雄蕊 5 数，较长，为花盘下位着生；对瓣雄蕊 5 个，较短，花盘周位着生，可能为最古老的种或与柽柳祖先最近缘的种。这一假设得到解剖学证据的支持，表现在具有 10 个雄蕊脉（迹），维管结构直达苞片等（Murty，1954）。分布范围较小，见于非洲北部、西奈半岛及以伊朗为中心的西亚亚区，此外，印度东南部及孟加拉也有个别种的分布（图 3）。共 2 系 11 种 2 变种，其中西亚区 2 系 4 种 3 特有种；苏丹 - 赞比亚区 1 系 3 特有种；撒哈拉 - 阿拉伯区 2 系 3 种 2 特有种；地中海区 1 种；印度区 1 种，印度支那区 1 种（表 1）。由上述分析可知，伊朗 - 吐兰区的西亚亚区分布有 4 种，占本属总数的 36.4%，是该组的多样化中心及分布中心。

柽柳属植物主要分布在地中海区及中亚地区的温带，基本上属于温带植物区系性质，但尚有个别种延伸到亚洲 - 非洲热带山地，因而柽柳属是一个旧世界温带分布类型的属，这与吴征镒（1991）的观点相一致。此外，柽柳属分布的特有现象明显，有许多种仅分布于印度（*T*. *indica*，*T*. *bengalensis*，*T*. *ericoides*）、巴基斯坦（*T*. *baluchistanica*，*T*. *pakistanica*，*T*. *kermanensis*，*T*. *alii*，*T*. *sultanica*）或中国的西北干旱区（*T*. *sachuensis*，*T*. *takalmakensis*，*T*. *jintaensis*，*T*. *albiflonum*）。

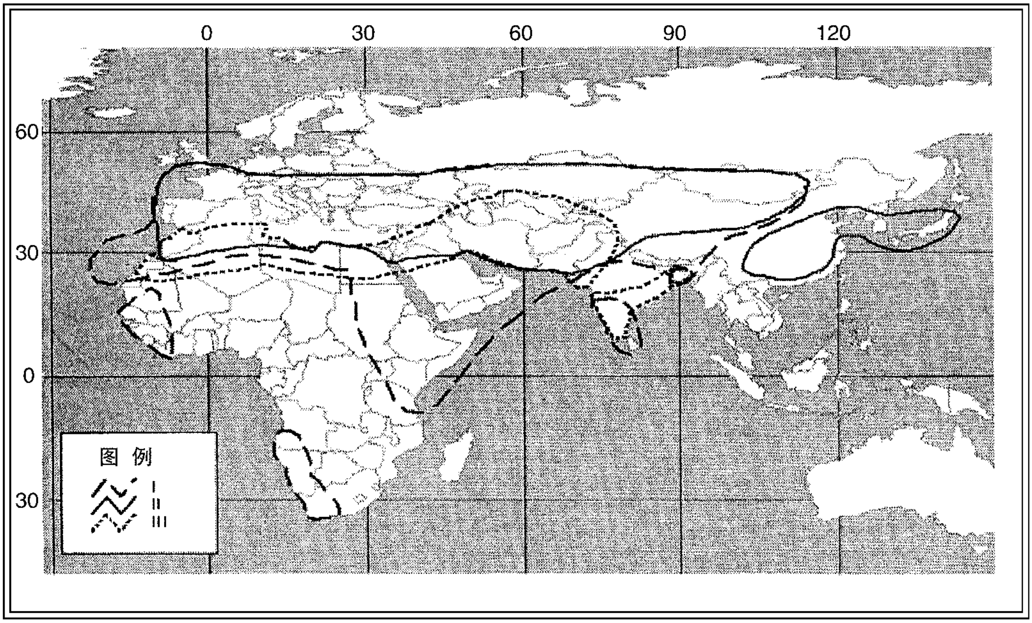

图 3　柽柳属各组的分布区：I. 柽柳组，II. 寡雄蕊组，III. 多雄蕊组

Fig. 3　Geographical distribution of the sections of *Tamarix*. I. Sect. *Tamarix*；II. Sect. *Oligadenia*；III. Sect. *Polyadenia*

3　种的地理分布

全世界柽柳属植物共计 3 组 9 系 68 种 7 变种，我们统计分析时将变种包括在种的分

布区内。参照 Takhtajan（1986）的世界植物区系分区，本属植物属于 2 个植物区，即泛北极植物区和古热带植物区，分属于 4 个植物亚区，即北方植物亚区（东亚植物地区）、特地斯植物亚区（幸运岛植物地区、地中海植物地区、撒哈拉 – 阿拉伯植物地区及伊朗 – 吐兰植物地区）、非洲植物亚区（苏丹 – 赞比亚植物地区、卡鲁 – 纳米布植物地区）、印度 – 马来西亚植物亚区（印度植物地区及印度支那植物地区）。

3.1 各区种数比较

按照各区种数的多少排列是：伊朗 – 吐兰区的西亚亚区 30 种，中亚亚区 20 种，地中海区 12 种，苏丹 – 赞比亚区 12 种，撒哈拉 – 阿拉伯区 8 种，东亚植物区 3 种，印度区 3 种，幸运岛 3 种，印度支那区 2 种，卡鲁 – 纳米布区 1 种。可见，伊朗 – 吐兰区的西亚亚区组、系和种数都居第一位，而且遥遥领先，是该属植物的分布中心。

表 2 中国柽柳属植物的地理分布 *

Table 2 Geographical distribution of *Tamarix* L. in China *

区系	IA3.	IB4b.	IIC5b.	IIC6a.	IIC6b.	IIID8	IIIE17.	IIIF16.	IVG19.
长穗柽柳 *T. elongata*		+	+	+	+			+	
短穗柽柳 *T. laxa*		+	+	+	+			+	
紫杆柽柳 *T. androsowii*		+		+	+				
异花柽柳 *T. gracilis*	+	+		+	+			+	
甘肃柽柳 *T. gansuensis*		+		+	+			+	
莎车柽柳 *T. sachuensis*				⊕					
沙生柽柳 *T. taklamakensis*				⊕					
无叶柽柳 *T. aphylla*									⊕
刚毛柽柳 *T. hispida*	+	+	+	+	+			+	
短毛柽柳 *T. karelinii*	+	+	+	+	+			+	
山川柽柳 *T. arceuthoides*	+		+	+	+				
白花柽柳 *T. albiflonum*				⊕					
长穗柽柳 *T. leptostachys*		+	+	+	+			+	
金塔柽柳 *T. jintaensis*					⊕				
垂枝柽柳 *T. korolkovii*			+	+	+			+	
塔里木柽柳 *T. tarenensis*				⊕					
多枝柽柳 *T. ramosissima*	+	+	+	+	+		+	+	
多花柽柳 *T. hohenackeri*		+	+	+	+				
甘蒙柽柳 *T. austromongolica*		+			+	+			
中国柽柳 *T. chinensis*						+			
总种数	5	11	9	16	14	2	1	9	1
特有种	0	0	0	4	1	0	0	0	1
特有种/总种数（%）	0	0	0	20	5	0	0	0	5

IA3. **天山地区** Tian shan Region；IB4b. **东内蒙古草原亚区** E Nei Mongol steppe subregion；IIC5b. **准噶尔亚区** Songaria subregion；IIC6a. **喀什亚区** Kashi subregion；IIC6b. **西南蒙古亚区** SW. Mongolia subregion；IIID8. **华北地区** N. China Region；IIIE17. **西藏、帕米尔、昆仑地区** Xizang，Pamir&Kunlun Region；IIIF16. **唐古特地区** Tangut Region；IVG19. **北部台湾地区** N. Taiwan Region.

* + 表示有；⊕表示特有.

3.2 各区特有种的比较

由表 1 可看出，西亚亚区特有种数最多，30 个种中多达 13 个，占该区种数的 43.3%。其次为苏丹 – 赞比亚区，12 个种中 10 个特有种，占该区总数的 83.3%。其余依次为中亚亚区 6 个特有种，地中海区 6 个特有种，撒哈拉 – 阿拉伯区 6 个特有种，卡鲁 – 纳米布 1 个特有种，印度支那区 1 个特有种，东亚植物区 1 个特有种，而印度植物区及幸运岛区无特有种。从特有种的系统地位和地理分布分析，苏丹 – 赞比亚区种数不多，但特有种数多

（83.3%），且属于系统发育上相对古老和原始的类型；地中海区的特有种却带有新特有种的性质，全是系统发育上相对年轻、进步的类型；而伊朗－吐兰区特有种数最多，多达 19 个，且既有相对古老和原始的类型，又有年轻、进步的类型。

3.3　柽柳属在中国的分布

中国柽柳属植物有 2 个组 20 种 1 变种（无组 3 类型），占柽柳属总种数的 29.4%。中国柽柳属植物在全世界的分布中无论组和种都是较多的，因此研究柽柳属在中国的分布是很重要的。按照吴征镒（1996）的区系分区的论述，依照种数的多少排列如下（表 2）：喀什亚区 16 种，西南蒙古亚区 14 种，东内蒙古草原亚区 11 种，准噶尔亚区 9 种，唐古特地区 9 种，天山地区 5 种，华北地区 2 种，西藏、帕米尔、昆仑地区 1 种，台湾地区 1 种。由此可看出，柽柳属在中国的分布主要集中在喀什亚区和西南蒙古亚区，其次，东内蒙古草原亚区和唐古特地区分布也较多。此外，若按各省区排列，中国柽柳属植物大多数种类集中分布在西北各省区的荒漠和半荒漠区，其中以新疆、甘肃、内蒙古、青海和宁夏为最多，分别占全国总数的 80%（16）、70%（14）、60%（12）、55%（11）和 45%（9）。从中国的西北部到东南部，形成种类多样性递减的趋势。

4　讨论

4.1　分布区中心

本文分布中心的确定基于以下两条原则：①种类分布最多的地区，即多度中心；②类型（组）分布最多的地区，即多样化中心。柽柳属在世界各分布区的组数、种数及其百分比依次是伊朗－吐兰区的西亚亚区 3 组 30 种（特有种 13 种），占总种数的 44.1%；中亚亚区 2 组 20 种（特有种 6 种），占 29.4%；地中海区 3 组 12 种（特有种 6 种），占 17.6%；苏丹－赞比亚区 2 组 12 种（特有种 10 种），占 17.6%；撒哈拉－阿拉伯区 3 组 8 种（特有种 6 种），占 11.7%。

统计数字表明，伊朗－吐兰区的西亚亚区包含了 3 组 30 种，反映了该属的系统演化系列，即被认为最原始的多雄蕊种类，进化过渡阶段的 1～2 轮雄蕊种类及最进化的单轮雄蕊种类，此外，特有种数多达 13 个，且既有相对古老和原始的类型，又有年轻、进步的类型，表明西亚亚区是现存本属植物的现代分布中心及分化中心。中亚亚区，尤其是包括塔里木盆地及阿拉善－内蒙古地区的中国西北地区，分布着柽柳属 2 组 20 余种，占该属总数的 29.4%，并且特有种数多（5 种）。此外，具有从原始到进化不同阶段的种类，如具鞘的原始种类 *T. taklamakanensis*，*T. sachuensis*，进化中间环节种类 *T. chinensis*，*T. ramosissima*，*T. laxa*，及进化程度高的融生花盘类 *T. elongata*，*T. androsowii* 等，因此，认为中国西北地区为次级分布中心。地中海地区，包括伊比利亚半岛大部分，地中海北岸、东岸和岛屿，非洲北部地区，包含的组、种数仅次于伊朗－吐兰区，并且特有种为 6 种，带有新特有种的性质，全是系统发育上相对年轻、进步的类型，因此，认为该区是本属的另一个次级分布中心。

4.2　起源时间

柽柳属最早的化石是 Krausel 在埃及第三纪晚渐新世地层中发现的，随后，Boureau（1951）在非洲索马里一带的第四纪地层发现了柽柳化石 *Tamaricoxylon africanum*。在小亚

细亚发现了与 *T. ramosissima* 非常相近的中新世柽柳化石（Dovhnov，1969），说明在第三纪中新世以前柽柳属植物已经产生。

从本属植物的现代分布情况来看，柽柳只分布于地中海至中亚地区，间断分布于非洲，而北美洲、南美洲、澳大利亚无柽柳属植物分布。板块运动学说和古生物方面的资料均认为北美大陆和欧亚大陆联合，原属劳亚古陆；南美洲大陆、澳大利亚及南亚次大陆曾与非洲大陆联合，原属冈瓦纳古陆。到晚白垩纪，劳亚大陆已开始分裂成为北美和亚欧两大陆，冈瓦纳大陆分裂成南美、南极洲－澳大利亚、非洲和印度等4个大陆。因此，柽柳属一定起源于白垩纪之后。澳洲大陆在晚侏罗纪脱离南美－非洲，南美陆块也在白垩纪末或早第三纪离开非洲，而北美与欧洲大陆联成一片持续到6500万年前的第三纪（约古新世），随后，北美大陆才完全脱离欧洲大陆。北美与欧亚大陆长期的联系，在植物区系方面得到充分的反映，形成了许多欧亚大陆－北美洲，甚至格陵兰间断分布的种，而北美洲未见到柽柳的天然分布，说明柽柳属的祖先应该是生活在北美与欧亚大陆的陆路交流结束之后。此外，印度陆块在白垩纪脱离冈瓦纳大陆之后往东北漂移，在始新世（4500万年）与亚洲大陆碰撞缝合。而印度大陆具有最为古老的类群 *T. eroides*、*T. dioica* 及古老具鞘的残遗种类 *T. stricta*。因而，柽柳属很可能起源于印度大陆和亚洲大陆碰撞之前的第三纪始新世，是在澳洲、南美洲与非洲大陆分离之后，在北美洲与欧亚大陆分离之后，在古地中海热带植物盛行之时形成的，并在印度大陆与亚洲大陆缝合后，扩散到印度大陆。

此外，我国学者在甘肃玉门及酒泉的第三纪地层中也发现了柽柳属的孢粉化石（宋子琛，1958；王德昕和杨惠秋，1980），在我国第四纪沉积物中，发现有大量 *Tamarix* spp. 的孢粉化石（羊向东和王苏明，1994；孙湘君，1979）。刘瑛心（1982）、潘晓玲（1994）等人认为柽柳属集中分布的塔里木盆地在第三纪就已形成荒漠植物区系，其中的沙生柽柳 *T. taklamakensis* 是第三纪的残遗种。说明柽柳属在第三纪时已经存在，而在第四纪又得到进一步的发育。虽然最早的柽柳属化石出现在第三纪中新世，在始新世未见有化石资料记载，但由于柽柳属植物花粉与杨柳科植物的花粉很相似（席以珍，1988），而杨柳科早在晚白垩纪以前就已发生，且迅速传播，并在干旱带演化出适应干旱环境的类型（丁托娅，1995），因而不排除将柽柳属植物化石误订为杨柳科植物化石的可能性。结合柽柳属的现代分布、古气候及古地质资料，我们有理由相信柽柳属起源于早第三纪的始新世。

4.3 起源地及散布

究竟柽柳属的起源地在哪里，尚需作具体分析。柽柳属是典型的旧世界温带分布型属，并且以地中海至中亚为其分布中心，因而推测柽柳属是古地中海沿岸起源，而在古地中海面积逐渐缩小，亚洲广大中心地区逐渐旱化的过程中发生和发展的。另一方面，柽柳属较原始的多雄蕊组中许多种，如 *T. ericoides*、*T. salina*、*T. stricta* 及 *T. sarenensis*，仅分布于苏丹－赞比亚植物区的古热带域，一些古老的具鞘的植物，如 *T. pakistanica*，*T. kermanensis*，*T. alii* 及 *T. sultanica*，仅分布于隶属于苏丹－赞比亚植物区的巴基斯坦东南部热带区，说明柽柳属处在温带、亚热带地段上发生和发展的，而且在种系发生上具有第三纪古热带起源的背景。结合第三纪气候变迁可知，古地中海植物区在早第三纪时，尤其是柽柳发生的始新世，热带成分占很大比重（王荷生，1992），因而推断柽柳属起源于早第三纪古地中海沿岸的山谷中，由古地中海南岸为主的湿热植物区系发展而来，这与 Cronquist（1981）的观点相一致。此外，Vasilchenko & Vasileva（1976）也认为柽柳属起源于早第三纪古地中海的山谷中或突出水面的岛屿上。Baum 根据柽柳属中最古老的类群 *T. ericoides* 及具鞘系（系 3）的“祖先”*T. dioica* 分布于印度 *T. bengalensis*，与原始种类 *T. dioica* 近缘的种，局限分布于孟加拉，因此断言柽柳属植物起源于印度周围被称为“印度－吐兰中心”（Indo-Turanian Centre）的地区，而印度－吐兰地区为起源中心。本文基于古气候、古地质等方面的证据，坚持认为柽柳属是古地中海区系起源，而不是发生于印度的古南大陆起源，是由起源地扩散至印度大陆，但由于地中海的演变对印度陆块影响较小，未产生剧烈的环境变化，使得柽柳原始类群保留至今。根据现代柽柳属地理分布可知，伊朗－吐兰区的西亚亚区分布种数多，特有种多，古老类群相对也多，因而推断柽柳属起源于相当于西亚亚区东南部地区的古地中海沿岸山谷中（图 4，A）。

柽柳种子的萌发必须借助湿润的土壤或随水漂流，一旦种子湿润，新鲜的种子将在 24 h 内萌发，而若散布后的种子几周内没有潮湿适宜的环境，种子将失去活力。此外，在最初的 1～4 周，若土壤干旱超过一天，柽柳实生苗将死亡（Shrader，1977）。说明柽柳早期发育离不开潮湿的环境，暗示了柽柳起源是在潮湿温暖的环境中发生的，这与所推测的柽柳属起源于早第三纪温暖湿润的古地中海沿岸的结论相吻合。

由于柽柳属是古地中海起源的，因而，了解柽柳属植物的演化必须先了解古地中海的发展及演变。在很长的时间，古地中海——特地斯海覆盖着包括伊朗在内的大块陆地，并一直延伸到中亚及印度。柽柳属起源后，由于种子小而轻且被毛，借助于风或水很快在古地中海沿岸扩散开来，向东一直延伸到印度，向南散布至非洲大陆，更有一支散布到西南非洲。这是柽柳属最早的迁移路线，多是有热带成分的种类。至中新世晚期，特地斯海从东部退缩，使得小亚细亚及中亚变得干旱，呈大陆状，变得易入侵，柽柳很快侵占了这一地区，并发生了进一步的物种进化，从具有热带成分性质的种类发展到适应旱生环境以温带成分为主的现代柽柳属种类。上新世温度的持续降低，导致热带植被进一步消退，更有利于旱生植物的发展，此时，柽柳进一步朝旱生、盐生方向发展，并以伊朗－吐兰盆地为中心，向西、向东全面扩展，在地中海沿岸、东非、阿拉伯半岛、非洲西南部及亚洲中部的荒漠地区得到发展。随后，在冰期时代，古地中海区的旱生植被变得更为局限，仅存在于一些气候较温暖的“避难所”。随着冰川的退却，柽柳重新侵占并扩展至整个伊朗－吐兰区，并分化出比较年轻的适应于近代荒漠气候的类群（Русанов，1949）。由上述分析可见，随着古地中海地质及气候变化，柽柳属也发生了相应的进化及扩散。在此过程中，伊朗－吐兰区不仅是柽柳属分布的中心，而且是植物从东向西或从西向东迁徙的廊道。

柽柳属植物可能的迁徙路线如下：首先，原始的柽柳类群由起源地（图 4，A）扩散到印度大陆，并随着古地中海的退缩，向伊朗方向侵移，即从最初的起源中心向西北方向至柽柳属植物的现代分布中心散布，随后，以伊朗为中心，一支向西至地中海地区，即次级分布中心扩散（图 4，B），并向欧洲西部方向及西北非方向扩散，而另外一支则向南非、西南非迁徙；同时，由伊朗－吐兰盆地向东，即中亚亚区及部分东亚地区，扩散，并以塔里木盆地为次级中心（图 4，B′）继续向东，直至阿拉善、内蒙古、日本、朝鲜等地区（图 4）。

4.4　现代分布式样的形成及其原因

（1）大陆板块的漂移是柽柳属植物集中分布在与古地中海有紧密联系的亚、非、欧三

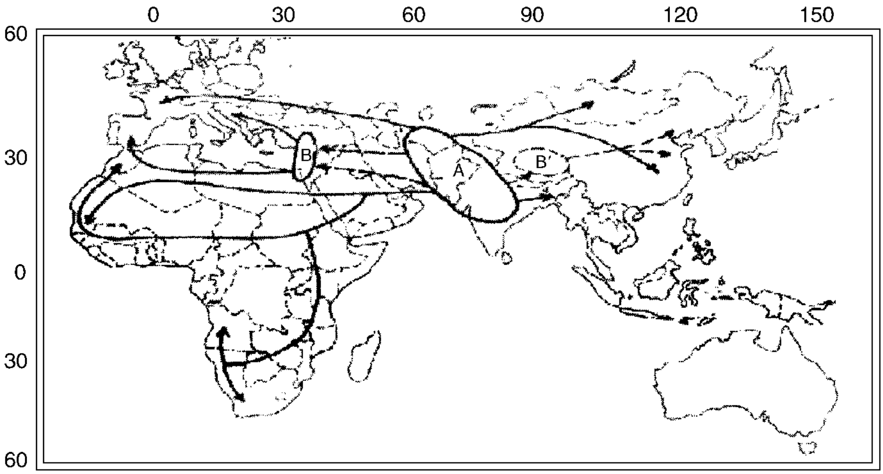

图4 柽柳属的起源中心及散布路线示意图（A 表示柽柳属的起源中心，B 表示柽柳属的次级分布中心 - 地中海地区，B′表示柽柳属的另一个次级分布中心 - 中亚亚区）

Fig. 4 The original center and migratory routes of *Tamarix* L.（A means the original center of *Tamarix* L.，B and B′ mean secondary centers of distribution of *Tamarix* L，Mediterranea Region and C. Asia Subregion of Trano-Turanian Region respectively）

洲局部地区，而不分布在美洲及澳洲的主要原因。印度板块对亚洲板块的碰撞及缝合对柽柳属现代格局的形成有重要影响。

(2）柽柳属植物是古地中海区系起源的属，其演化和古地中海的变迁有直接的关系。柽柳属起源的始新世，古地中海沿岸普遍温暖湿润，气候变化不大，柽柳属得以迅速传播，特别是印度周边和非洲南部至今气候一直无太大的变化，那里的柽柳属植物也就一直保存至今而没有演化出新的类群。到了中新世晚期，受印度陆块撞击亚洲大陆的影响，喜马拉雅地槽隆起，古地中海西退，气候更加干旱，柽柳向旱化、盐化方向发展。冰期中，很多原始种类由于不适应骤变的环境而死亡或消退，仅在受冰期影响小的个别地区，如东非、西南非、阿拉伯南部、巴基斯坦东南部、印度西北地区残存下来；随着冰期的消退，柽柳属又重新侵占整个西亚亚区及亚洲中部地区，并得以进一步的发育，形成了适应现代干旱荒漠环境的以温带成分为主的新格局。

(3）柽柳属植物在传播过程中遇到的恶劣气候和环境迫使它不断地演化出能够适应环境的新类型，从而使自己得到发展。柽柳属中抗旱、抗盐等种类就是分别适应干旱和盐碱环境，并在这些特殊的环境中间断分布的例子。

总体来说，柽柳属起源于古地中海沿岸地区，随着古地中海的海退、第三纪以来的构造运动及第四纪冰期和间冰期的影响，形成了现代柽柳属的分布格局。

致谢 本文得到中国科学院植物所汤彦承研究员的热心帮助，给予许多修改意见。

〔参考文献〕

Baum BR，1978. The Genus *Tamarix* ［M］. Jerusale：Academic Press

Boissier E，1867. Flora Orientalis. I ［M］. Basel-Geneva，763—769

Boureau E，1951. Sur l′ anatomie comparée et les affinities d′ échantillons fossile de Tamaricaceae，dé couverts en Somalie francaise et an Mauritanie ［J］. *Bull Mus Hist Nat Paris* Ⅱ，**23**：462—469

Bunge A，1852. von Tentamen Generis Tamaricum Species ［M］. Accuratius definiendi Dorpat

Cronquist A，1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants ［M］. New York：Colummbia University Press，404—406

Ding TY（丁托娅），1995. Origin，divergence and geographical distribution of Salicaceae ［J］. *Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**17**（3）：277—290

Dovhnov，1969. Botany and flora of Great Laho highland and Crax plateau（central Caucasia）［J］. *J Bot*，**54**（11）：1662—1674

Linnaeus C，1753. Species Plantarum ［M］，**I**：270—271

Liu YX（刘瑛心），1982. Observations on the formation of Chinese desert floras ［J］. *Acta Phytotax Sin*（植物分类学报），**20**（2）：131—140

Murty YS，1954. Studies in the order Parietales，IV：Vascular anatomy of the flower of Tamaricaceae ［J］. *J Indian Bot Soc*，**33**：226—238

Niedenzu F，1895. Tamaricaceae ［M］. In：Engler ed. Pflanzenfamilien，Vol III，Part 6，Berlin，296

Pan XL（潘晓玲），1994. The study on Tarim basin flora ［J］. *J Xinjiang Univ*（Natural Science）［新疆大学学报（自然科学版）］，**11**（4）：77—83

Русанов ФН，1949. Gamarexy of Central Asia ［M］. Tashigan Press

Qaiser M，1981. The genus *Tamarix*（Tamaricaceae）in Pakistan ［J］. *Pakistan J Bot*，**13**：107—158

Shrader TH，1977. Selective management of phreatophytes for improved utilization of natural food-plain resources ［J］. *Proc Soc Civil Engineers*，**2**：16—44

Song ZC（宋子琛），1958. Tertiary spore and pollen complexes from the red beds of chiuchuan，Kansu and their geological and botanical significance ［J］. *Acta Palaeontology Sinica*（古生物学报），**6**（2）：159—167

Sun XJ（孙湘君），1979. Research on pollen floras from Paleocene to Cretaceous of China ［J］. *Acta Phytotax Sin*（植物分类学报），**17**（3）：8—23

Takhtajan A，1986. Floristic regions of the world ［M］. Berkeley，Los Angeles，London：University of California Press

Wang DX（王德昕），Yang HQ（杨惠秋），1980. Petroleum sporo-pollen assemblages and oil source rock of Yumen oil-bearing region in Gansu ［J］. *Acta Bot Sin*（植物学报），**22**（3）：280—285

Wang HS（王荷生），1992. Floristic Geography ［M］. Beijing：Science Press，84

Wu Zhengyi，Wu Sugong，1996. A proposal for a new floristic kingdom（realm）-The E. Asiatic kingdom，its delineation and characteristics ［A］. In：Proceedings of the IFCD，3—42

Wu CY（吴征镒），1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants ［J］. *Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），Suppl IV：1—139

Xi YZ（席以珍），1988. Research on the pollen morphology of Tamaricaceae in China ［J］. *Bull Bot Res*（植物研究），**8**（3）：23—42

Yan S，1997. Environmental evolution of the Lop Nur Region in Tarim Basin since Early Pleistocene ［J］. *The Quaternary Research*，**36**（4）：235—248

Yang XD（羊向东），Wang SP（王苏明），1980. Pollen assemblage and environmental change in the last 12000 years in Wulungu lake ［J］. *Arid Zone Research*（干旱区研究），**11**（2）：7—10

Vasilchenko IT，Vasileva LI，1976. Was tamarisk a desert tree？［J］. *Biull Moskov Obshch Isp Pri Biol* II，**81**：139—143